Aus dem Anatomischen Institut der Universität Göttingen.
(Direktor: Professor Dr. Hugo Fuchs).

Die „Filterfortsätze“ und die Verteilung der „Sinnesknospen“ in der Mundhöhlenschleimhaut bei Proteus anguineus.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Zahnheilkunde

der

hohen medizinischen Fakultät

der

Georg August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Rudolf Brendecke, approb. Zahnarzt
aus Mettmann bei Düsseldorf.

Göttingen 1926.
Druck von Ernst Große, Göttingen.

Referent: Professor Dr. med. Franz Stadtmüller.
Correferent: Professor Dr. med. Hugo Fuchs.

Tag der mündl. Dr.-Prüfung: 26. November 1926.

Meinem lieben Vater.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548122_0044

Angeregt durch die Arbeiten meines verehrten, langjährigen Lehrers, Herrn Professor Dr. med. Franz *Stadtmüller*, (1924/25) unternahm ich, die speziellen Verhältnisse der Filterfortsätze und der Verteilung der Sinnesknospen in der Mundhöhlenschleimhaut bei Proteus anguineus zu untersuchen.

Proteus anguineus, der bekannte Höhlen- oder Grottenolm, der bis jetzt nur in den unterirdischen Gewässern Krains, Kärntens, des Küstenlandes und Dalmatiens gefunden wurde, insbesondere in den Höhlen des Karstgebirges um Adelsberg, ist ein äußerst lichtscheues Tier, daß sich nur an dunklen, feuchten Orten aufhält. Dem punktförmigen, versteckten Auge, einem rückgebildeten Organ, darf man wohl kaum ein über Hell und Dunkel hinausgehendes Unterscheidungsvermögen zutrauen. Da das Tier in der Natur nie direkter Lichteinwirkung ausgesetzt ist, so fehlt ihm auch jeglicher Pigmentschutz. Deshalb zeigt auch sein Integument eine weißliche, durchscheinende Farbe. Im übrigen zeigt Proteus anguineus den charakteristischen Bau der Urodelen. Der Kopf des Tieres, der für die folgenden Untersuchungen von besonderem Interesse ist, ist lang und in dorso-ventraler Richtung beträchlich abgeplattet. Die den Mund bildende Schleimhautpartie des Oberkiefers umgreift wulstartig die entsprechende Partie des Unterkiefers, so daß dadurch eine nahezu schaufelförmige Form der Oberlippe entsteht. Dort, wo der Kopf sich gegen den Hals zu verjüngt, sieht man deutlich die lappig verästelten Kiemen, die in dorso-lateraler Stellung und nach hinten gerichtet, vom Kopfe abstehen.

Ueber die Art der Nahrung der Tiere in der freien Natur ist nichts Sicheres bekannt. Im gefangenen Zu-

stande halten sie sich ganz gut, wenn man sie an einem dunklen, kühlen Orte bei reichlichem, gut durchlüftetem Wasser hält. Als Nahrung nehmen sie in der Gefangenschaft lebende Regenwürmer und lebende Kaulquappen an; aber auch nur lebende Tiere, denn nur diese können sie wahrscheinlich durch deren Bewegungen mit Hilfe fein ausgebildeter Sinnesorgane für Gefühl und offenbar auch für Geruch wahrnehmen. Sinnesknospen finden sich in der gesamten äußeren Haut verteilt.

Ehe ich nun zu meinem eigentlichen Thema übergehe, möchte ich zuerst in kurzen Zügen auf die rein technische Seite der Arbeit und ihren Werdegang eingehen. Dies ist unumgänglich nötig zum Verständnis für den theoretischen Teil und die beigegebenen, leicht schematisierten Zeichnungen.

Zur Untersuchung gelangte ein 19 cm langes Exemplar von Proteus anguineus. Der Kopf des Tieres, der für die Arbeit allein von Interesse ist, zeigte eine Länge von 27 mm – (Schnauzenspitze bis hinterer Kiemenansatz) – und eine größte Breite von 7 mm. Derselbe wurde genau in der Medianebene durchtrennt und während dann die eine Hälfte zur Untersuchung in Serienschnitten vorbereitet wurde, wurde die andere Hälfte nochmals, aber diesmal in horizontaler Richtung, zerschnitten und dadurch in Munddach und Mundboden geschieden – (also $^1/_2$ Munddach und $^1/_2$ Mundboden). –

Bei Lupenvergrößerung wurden dann beide Teile, also sowohl Munddach wie Mundboden, freihändig gezeichnet bei ungefähr 10facher Vergrößerung und die fehlende Hälfte wurde dann spiegelbildlich ergänzt.

Nun wurde die andere Kopfhälfte, die inzwischen in Paraffin eingebettet worden war, mit dem Mikrotom in eine Schnittserie zerlegt. Ich schnitt in einer Dicke von 30 μ. Nach der Weiterbehandlung und Färbung der Serie — (mit Haematoxlin-Eosin) — kam die Serie zur Durchsicht. Dabei wurden die Filterfortsätze untersucht und ferner genau die Zahl und Lage der Sinnesknospen im Kopfdarmgebiet schriftlich registriert, und gleichzeitig

die jeweiligen Sinnesknospen in die Zeichnung eingetragen. — (Die Zeichnungen fertigte ich vom Mundboden und Munddach in etwa 10facher Vergrößerung an. — Zeichnung Nr. 1 = Mundboden — Zeichnung Nr. 2 = Munddach). Letzteres geschah, der Genauigkeit halber, auf folgende Weise. Von jeder der beiden Zeichnungen wurde eine Pause hergestellt und diese mit einer Mittellinie und vielen parallelen in 3 mm Abstand der Transversalrichtung entsprechenden Linien versehen. Da nun auf jede der Horizontallinien immer der 10. Schnitt kam, so konnte ich auf diese einfache Weise mit fast absoluter Sicherheit genau in der Zeichnung jede einzelne Sinnesknospe in ihrer charakteristischen Lage angeben. Natürlich mußten dieselben dann auch wieder spiegelbildlich auf die Gegenseite übertragen werden.

Außer diesen beiden Zeichnungen habe ich noch ein Modell des gesamten Kopfes des Tieres angefertigt an Hand der beiden Zeichnungen und mit Hilfe von Lupenbetrachtung. Als plastische Masse wurde Plastilin verwendet und eine ungefähr 10fache Vergrößerung bei der freihändigen Modellierung eingehalten.

In den fertigen, auseinandernehmbaren Modellhälften — (1. Mundboden, 2. Munddach) — stellte ich dann die einzelnen Sinnesknospen dar durch eingestochene kleine Stecknadeln.

Noch zwei weitere Freihandzeichnungen füge ich der Arbeit bei, indem ich erstens schematisiert einen Orientierungsschnitt durch die Kiemenbogen und Filterfortsatzregion darstelle (Zeichnung Nr. 3) (etwa in der auf Abbildung 1 durch die Linie S angegebene Lage) und als zweite Zeichnung den in der eben genannten Zeichnung vorhandenen I. Branchialbogen mit Filterfortsatz noch einmal bei bedeutend stärkerer Vergrößerung darstelle (Zeichnung Nr. 4).

(Vergrößerung ungefähr: Zeichnung Nr. 3 = 65fach, Zeichnung Nr. 4 = 240fach).

Wenn ich jetzt speziell auf den ersten Teil meiner Arbeit, die „Filterfortsätze", eingehe, so möchte ich zu-

nächst kurz über die vorliegenden Angaben der Fachliteratur berichten. Dann erst sollen meine eigenen speziellen Befunde folgen.

Wie bekannt, ist Proteus anguineus ein Kiemenatmer. Der durch die Mundöffnung aufgenommene Wasserstrom wird bei Mundschluß wieder durch die Kiemenspalten nach außen abgegeben. Dabei ist für Proteus anguineus speziell charakteristisch, daß bei ihm nur 2 Kiemenspalten offen, d. h. für den Wasserstrom durchgängig sind, dies ist erstens diejenige, die zwischen Branchiale I u. II und zweitens diejenige, die zwischen Branchiale II u. III liegt. Betrachten wir nun aufmerksam bei Lupenvergrößerung den Kiemenbogenapparat des Tieres, so fallen uns kleine, warzenförmige Erhebungen an den Kiemenbögen auf, die jedoch nicht an allen Kiemenbögen gleich groß und auffallend sind. (Ueber ihre genauere Verteilung, speziell bei Proteus anguineus, später). Diese papillenförmigen Erhebungen auf den Kiemenbögen von Proteus anguineus entsprechen den von *Stadtmüller* als Filterfortsätze beschriebenen Erhebungen an den Branchialbogen gewisser Urodelen und Salamandridenlarven. *Stadtmüller* übernimmt diese Bezeichnung von *Zander* (1906), nach dessen Beschreibung von den Sieb- und Filterfortsätzen an den Kiemenbögen der Fische und überträgt sie auf die Urodelen. Dieselben Gebilde wurden schon vorher gesehen und von *Heckel* und *Kner* (1858) als „Rechenzähne" bezeichnet. Noch früher finden sich in der Literatur Angaben über diese Gebilde, so eine kurze von *Cuvier* aus dem Jahre 1828, und 1852 schon ausführlichere Angaben von *Bergmann* und *Leuckart*. In späteren ichthyologischen Schriften bezeichnet man sie als „Reusenzähne" oder auch als „Kiemenreuse", weil dieselben gleich den Stäben einer Reuse ineinandergreifen. *Zander* lehnt jedoch die Bezeichnung „Zähne" ganz ab, da seiner Ansicht nach Zähne Hartgebilde sind und einer festen Unterlage bedürfen. Nach seiner Meinung könne man sie allenfalls nur als „zapfenartige Wucherungen der Rachen-

schleimhaut am Eingange der Schlundtaschen bezeichnen". Mit der Anordnung und der Stellung der Filterfortsätze bei Fischen befaßt sich ebenfalls *Zander*, welcher überhaupt der erste ist, der die morphologische Betrachtung des Kiemenfilterapparates in den Vordergrund stellte. Der Vereinfachung der Darstellung halber, unterscheidet er zwischen vorder- und hinterständiger Reihe von Siebfortsätzen (vst = vorderständig, hst = hinterständig). Andererseits fand er, daß auch große individuelle Varianten vorkommen, ja, daß sogar die Zahl der vorhandenen Fortsätze bei ein- und demselben Tier auf linker und rechter Seite verschieden sein kann.

Während *Zander* nichts von Reusenzähnen wissen will, kommt *Stadtmüller* jedoch auf Grund seiner Untersuchungen an Salamandridenlarven zu der Ueberzeugung, daß es sich hier um Homologa von Zahnanlagen handelt. Er stützt seine Ansicht mit dem Hinweis auf das sog. placoide Stadium (*Röse* 1884), das die Teleostier in der Entwicklung ihrer ersten Zahnanlage zeigen. Er glaubt, daß diese Papillen mit Uebernahme neuer Funktionen sich weitgehend denselben angepaßt haben und somit ihre Funktion als nahrungsbewältigende Elemente verloren und damit auch ihre Hartsubstanzbildung aufgegeben haben. Eine bedeutende Stütze in dieser Ansicht erhält er einmal durch die Tatsache, daß bei fossilen Amphibien (einigen Stegocephalen) wirkliche hohlkegelige Zähne in genau der typischen Anordnung vorgefunden sind, wie sie die Filterfortsätze der Salamandridenlarven zeigen, und ferner durch das histologische Bild. Es zeigt sich nämlich bei einem Schnitt durch die höchste Erhebung der Filterfortsätze (z. B. Axolotl), daß derselbe aus einer dem Keratobranchiale aufsitzenden aus Bindegewebszellen bestehenden Erhebung besteht, die den Grundstock bildet. Dann folgt, darüberliegend, eine homogen erscheinende Schicht, die *Stadtmüller* kurz als „Zwischenschicht" bezeichnet, und dann erst folgt schließlich das Epithel. Natürlich liegt bei einem solchen Befunde nichts näher als der Vergleich mit dem histo-

logischen Bilde eines Zahnes, wobei dann die stützende Bindegewebslage der Zahnpulpa, die Zwischenschicht dem Dentin und das Epithel dem Schmelzorgan entspräche. Die Prominenz über das Niveau der Schleimhaut begründet keinen Zweifel, in dieser Hinsicht ist eben gerade auf das „plakoide Stadium" hinzuweisen. Dieser Aufbau des Filterfortsatzes ist zwar durchaus nicht immer so typisch, Proteus anguineus z. B. weicht sogar stark davon ab, wie ich noch nachher näher dartun werde. Abweichende Verhältnisse finden wir auch sonst. Ferner ist der Vergleich mit Zähnen dadurch gestützt, daß es *Stadtmüller* auch noch geglückt ist, eine größere Widerstandsfähigkeit der „Zwischenschicht" bei Filterfortsätzen von Salamandridenlarven gegen Kalilauge — (Methode von *Semon*) nachzuweisen.

In der anatomischen Literatur finden sich nur wenige genauere Angaben über den Bau und das Vorhandensein von Filterfortsätzen. So finden wir Angaben von *Gegenbaur* (1901) und in der paläontologischen Literatur solche von *Credner* (1881). Letzterer beschreibt sie für rezente Formen als: „zahnförmige Vorsprünge, welche entweder aus reinem Bindegewebe, oder aus mit Knorpelzellen angefülltem Bindegewebe bestehen".

Erst die Arbeiten *Stadtmüller's* (1924/25) brachten Genaueres über den feineren Bau der Filterfortsätze. An Hand einer großen Reihe von Schnittserien vermochte er genau diese Verhältnisse bei Salamandridenlarven und bei Necturus zu erkennen. Als weitere spezielle Arbeiten auf diesem Gebiete sind die von *Stadtmüller* angeregten Dissertationen von *Ada Benter* (1926) und von *Luise Spohr* (1926) betr. Demognathus fuscus und Spelerpes bilineatus zu nennen. In diese Serie von speziellen Arbeiten reiht sich auch die meinige über Proteus anguineus ein. In der *Benter*'schen Arbeit stellen sich, kurz zusammengefaßt, die entsprechenden Verhältnisse bei Desmognathus fuscus etwa so dar: Dadurch, daß in der Entwicklung Einzelerhebungen, eben Anlagen von Filterfortsätzen, untereinander in Beziehung treten, indem sie mit ihnen Basen zu einer Längsfalte zusammen-

treten, entstehen „Filterfalten“. Eine solche ist deutlich und „hinterständig“ am I. Branchialbogen; am II. und III. Kiemenbogen sehen wir nur Andeutungen vorder- und hinterständig, und der IV. Kiemenbogen ist glatt von Schleimhaut überzogen. Doch finden sich bei Desmognathus fuscus an den Stellen, wo wir bei anderen Salamandridenlarven auf einzeln stehende Filterfortsätze stoßen, (also hier in der Falte) Reihen von Sinnesknospen.

Ebenso kurz möchte ich in Anlehnung an die Arbeit von *Spohr* auf die gleichen Verhältnisse bei Spelerpes bilineatus eingehen. Wir treffen bei allen Salamandridenlarven auf 4 an Größe variierende, von Mundhöhlenschleimhaut überzogene Branchialbogen. Nur Spelerpes bilineatus macht hier eine Ausnahme, indem sich bei ihm nur 3 Branchialbogen anlegen. Hier findet sich eine dem I. Keratobranchiale aufsitzende deutliche Falte (Filterfalte — also nicht einzelne Fortsätze) die hinterständig gelegen ist und eine Sperrung zwischen Branchiale I und II bedingt. Die Ränder der übrigen Branchialbögen zeigen keine ausgesprochenen Falten, sondern nur streckenweise auftretende seichte Erhebungen in entsprechender Lage. Die Anordnung der Sinnesknospen im Hyobranchialgebiete von Spelerpes bilineatus entspricht dem bei Desmognathus fuscus.

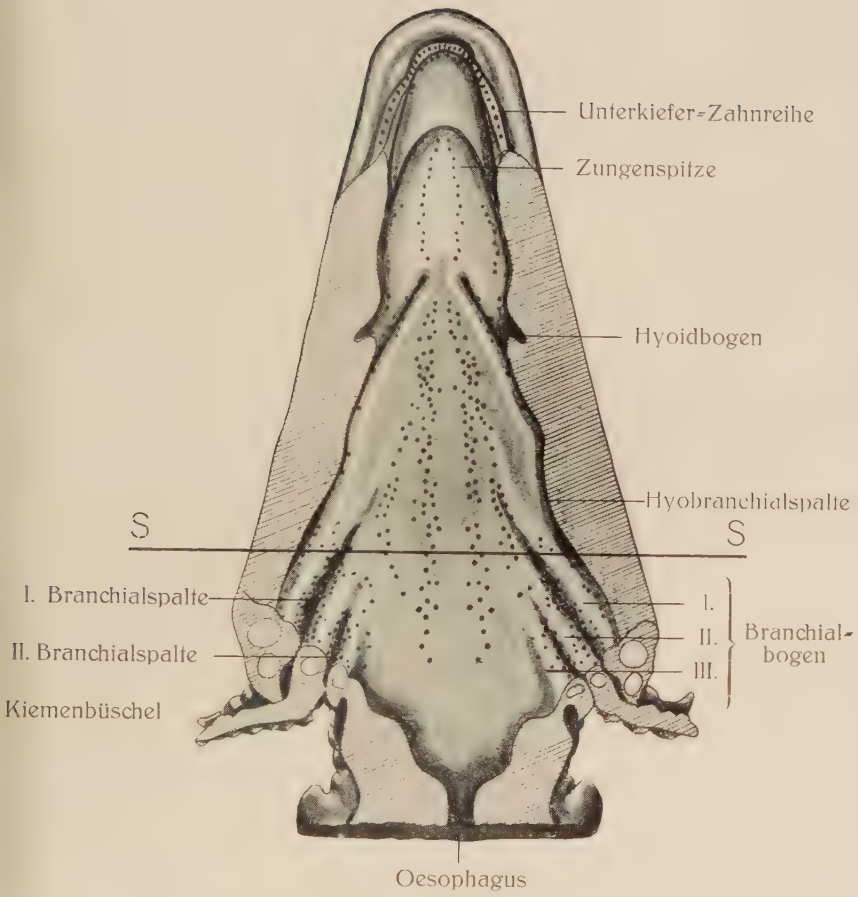
Ueber die Entwicklung, Verteilung und Anzahl bei Salamandridenlarven berichtet *Stadtmüller* (1924/25), der auch Necturus (1925) genauer untersucht hat. Ueber die Filterfortsätze bei dieser Form sagt er etwa Folgendes: Die schön entwickelten Filterfortsätze bei Necturus sind von abgestumpft kegelförmiger Gestalt. Sie finden sich auf allen Kiemenbögen und zwar am 1. nur hinterständig, am II. vorderständig und hinterständig und am III. nur vorderständig. Der einzelne Filterfortsatz besteht aus einer mesodermalen Erhebung, die gleichmäßig von einem vielschichtigen Epithel überzogen ist. Diese mesodermale Erhebung zeigt im Inneren einen ähnlich geformten „Papillenkern“ von dichterem Gewebe, das zellärmer ist und sich durch eine reichliche, stark färbbare

Zwischensubstanz auszeichnet. Eine „Zwischenschicht“ fehlt jedoch völlig. Der Papillenkern sitzt dem Perichondrium dicht auf.

Nun zur Betrachtung der Verhältnisse bei Proteus anguineus:

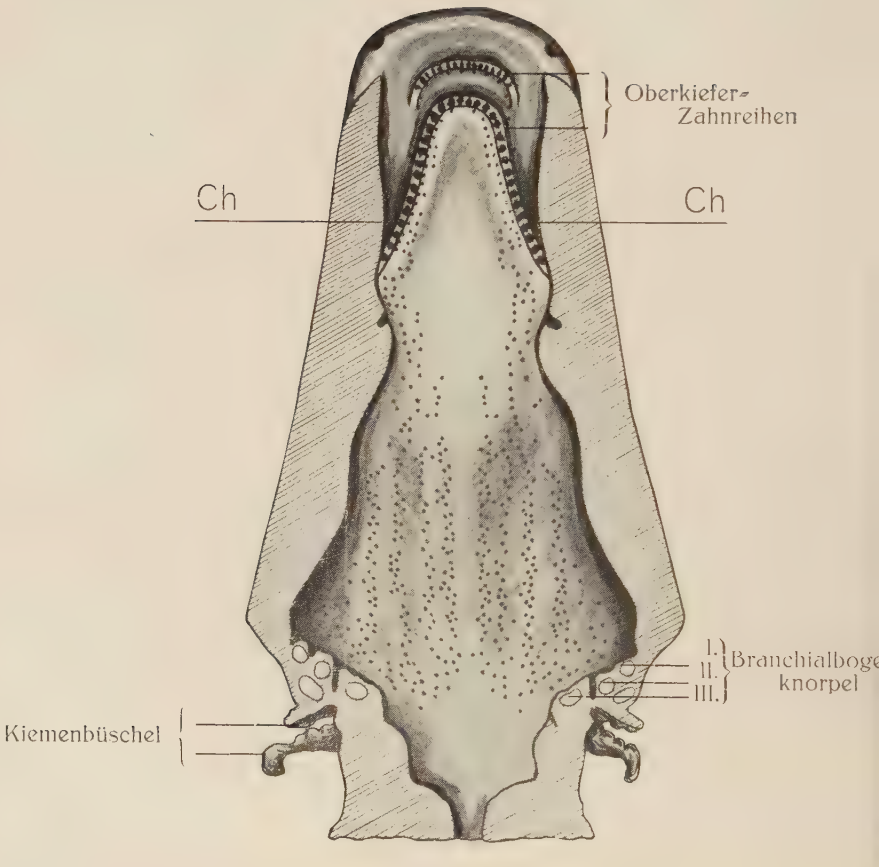
Verschaffen wir uns einen Einblick in den Kiemenkorb von Proteus (siehe Zeichnung Nr. 1 und Modell), so sehen wir die beiden vorher als offen erhalten erwähnten Kiemenspalten klaffen. Deutlich erkennbare warzenförmige Erhebungen auf den Branchialbögen sind eigentlich nur auf den ersten Branchialbogen (hinterständig), zu beobachten. Es finden sich 4 größere, weiche, kissenförmige Erhabenheiten. Dieselben sind natürlich auch hier als Filterfortsätze anzusprechen. Die den Schlundspalten zugekehrten Partien des II. Branchialbogens zeigen makroskopisch keine sichtbaren Erhebungen, dagegen fallen im mikroskopischen Bilde doch vorder- und hinterständige Schleimhautvorwölbungen auf. Hier seichte Erhebungen, die nicht als wirkliche Filterfortsätze angesprochen werden können, die wohl wie eine Falte erscheinen, wenigstens stellenweise, aber doch nicht annähernd so deutlich sind wie die „Filterfalten“ bei Desmognathus und Spelerpes.

Ueber den mikroskopischen Bau der Filterfortsätze von Proteus anguineus läßt sich, bei Betrachtung mit stärkerer Vergrößerung, folgendes sagen. — (Zeichnung Nr. 4 bei etwa 240facher Vergrößerung). Der einzelne Filterfortsatz besteht aus einer mesodermalen Papille, die dem — in Verknöcherung befindlichem — Ceratobranchiale direkt aufsitzt. Das mesodermale Bindegewebe ist auffallend zellarm und reich an weichen, welligen Fasern. Ueberzogen ist die Papille von einem mehrschichtigen Plattenepithel, das eine sich deutlich abhebende, homogene Basalmembran besitzt. (Letztere findet sich aber nicht nur hier, sondern ganz gleichmäßig am gesamten Epithel). Auf der höchsten Erhebung des Filterfortsatzes befindet sich eine schön ausgebildete, große Sinnesknospe. Von einer „Zwischenschicht“, wie



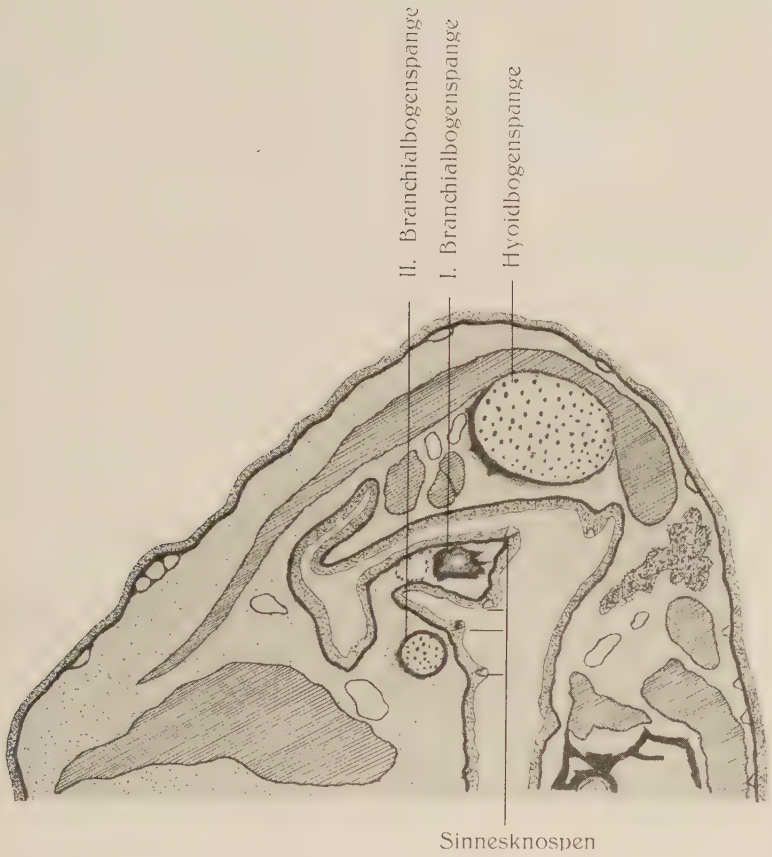
Zeichnung Nr. 1. Mundboden.

Zeichnung Nr. 1, Mundboden, ca. 4fache Verg. der nat. Gr, (nach Skizze und Plastilinmodell in 10facher Verg.).



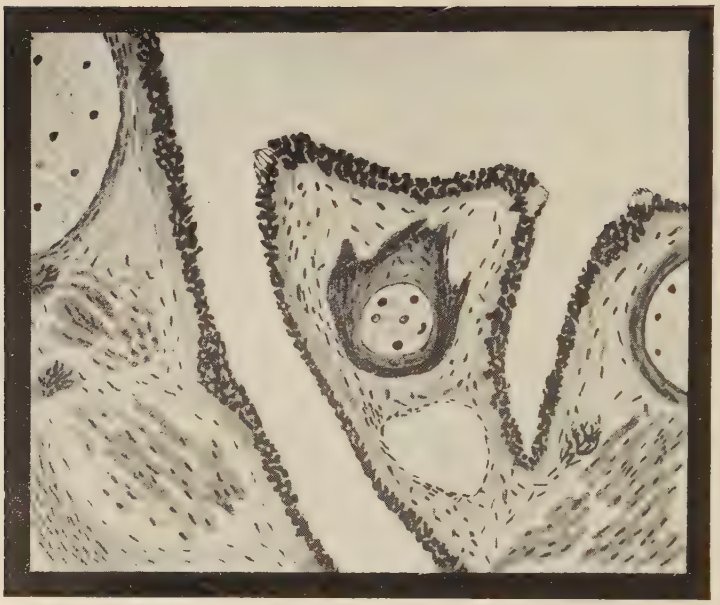
Zeichnung Nr. 2. Munddach.

Zeichnung Nr. 2, Munddach, ca. 4fache Verg. der nat. Gr. (nach Skizze und Plastilinmodell in 10facher Verg.).



Zeichnung Nr. 3.

Zeichnung Nr. 3, ca. 65fache Verg. d. nat. Gr., Querschnitt durch die Kiemenbogenregion entsprechend der Linie SS in Zeichnung Nr. 1.



Zeichnung Nr. 4. Ausschnitt aus Figur 3 ca. 240fache Verg. d. nat. Gr.

sic *Stadtmüller* bei den Filterfortsätzen von Axolotl z. B. beschreibt, findet sich bei Proteus anguineus nicht die geringste Andeutung. Am meisten ähneln diese Filterfortsätze von Proteus noch denen von Necturus, nur der „Verdichtungskern" ist nicht zu erkennen. Sogar findet sich im Gegensatz zu diesem längs durch die Schleimhaut hinterständig am I. Branchialbogen verfolgbar und so auch jedesmal in der Basis der Filterfortsätze gelegen eine kanalartige Auflockerung des Bindegewebes.

Zum besseren Verständnis möchte ich nun an Hand der Zeichnungen eine genauere Beschreibung des Kopfdarms von Proteus anguineus folgen lassen.

Zeichnung Nr. 1 stellt den Mundboden in seiner Gesamtansicht von oben her dar. Die schräg gestrichelten Randpartien entsprechen den bei der horizontalen Durchschneidung des Kopfes voneinander getrennten Gewebspartien. Die Vorderdarmpartie verjüngt sich nach der vorn gelegenen Mundöffnung zu und geht nach hinten zu, sich schneller verengend, in den Oesophagus über. Ganz entsprechende Verhältnisse finden sich am Munddach (Zeichnung Nr. 2). Im Gebiete der Mundöffnung und sich noch darüber hinaus nach aboral und lateral erstreckend, finden sich etwa in einem Parabelbogen angeordnete Zähne (der Dentalia und Opercularia, letztere bei Proteus und anderen Urodelen medial vom Meckelschen Knorpel entwickelte bezahnte Deckknochen). Der Zahnbogen ist im Unterkiefer einfach, während er im Oberkiefer verdoppelt ist und aus einem kleinen vorderen und einem größeren hinteren Zahnbogen (der Praemaxillaria vorn und der Vomera und Pterygopalatina hinten) besteht. Beide Zahnreihen sind durch einen Graben voneinander getrennt. Am Munddache sind sonst keine bedeutungsvolleren Gebilde, mit Ausnahme der nachher anzugebenden Sinnesknospen, zu verzeichnen. Die Choanen münden in die Mundhöhle in einen tiefen Graben ein, der dicht lateral von der hintersten Partie der Zahn-

reihe gelegen ist. (Die Einmündungen sind auf der Zeichnung Nr. 1 nicht zu erkennen, da dieselben zu tief liegen. Sie sind aber bezeichnet durch den Verweisstrich „Ch".)

Im Mundbodengebiete fällt in geringem Abstande vom Zahnbogen gelegen, die Zunge auf, zu deren beiden Seiten sich tiefe Furchen nach hinten und lateral erstrecken. Scharf abgegrenzt von den weiter rückwärts liegenden Partien des Mundbodens ist die Zunge durch eine tiefe Furche, die sich zwischen Hyoidbogen und Unterkiefer dicht medial von der Kopfmittellinie ausgehend nach hinten und lateral erstreckt, dann sich verflachend an den Abhängen des Querschnittes langziehend. Im rückwärtigen Mundbodengebiete fallen die schon erwähnten offenen II. und III. Schlundspalten, sowie die 4 hinterständigen warzenförmigen Erhebungen (Filterfortsätze) am I. Branchialbogen auf. In den horizontal durchtrennten Gewebsmassen (schräg gestrichelt) treten deutlich die Querschnitte des Hyoid- sowie die des I., II. und III. Branchialbogen hervor. Unter den Kiemenbogenknorpeln sind die jeweils zugehörigen Kiemenarterien sichtbar. Die von den Knorpelquerschnitten seitlich sichtbaren Gebilde sind die ebenfalls bei dem Horizontalschnitt mitgetroffenen lappig verzweigten Kiemen, die beim lebenden Tier im Wasser frei flottieren.

Die Zeichnung Nr. 3 stellt einen Querschnitt durch die Kiemenbogenregion (entsprechend der Linie S bei der Zeichnuug Nr. 1) dar bei ca. 65facher Vergrößerung. Der in der Mitte der Zeichnung befindliche freie Hohlraum ist die eine Hälfte der Mundhöhle. Dorsal ist die Hälfte eines Wirbels getroffen, die quergestreiften Muskeln sind durch schräge Schraffierung gekennzeichnet. Dorsal über der lateralen Grenze der Mundhöhle liegt ein Ganglion. Von den Knorpelquerschnitten (punktiert) sind der Hyoid- (ganz lateral), der erste und der zweite Branchialbogen getroffen. Bei allen 3 Knorpeln zeigt sich perichondrale Knochenbildung, bei diesem Schnitt am stärksten beim I. Branchialbogen.

Zeichnung Nr. 4 stellt die speziellen Verhältnisse des I. Branchialbogens mit seinem Filterfortsatz noch einmal bei stärkerer Vergrößerung dar (ca. 240fach vergr.) Zeichnung Nr. 4 ist also ein kleiner Ausschnitt aus Zeichnung Nr. 3. In der Mitte des Bildes befindet sich wieder der in Verknöcherung begriffene I. Branchialbogen. Lateral davon ist noch soeben der Hyoid- und medial der II. Branchialbogen zu sehen. Der Filterfortsatz ist deutlich sichtbar. Auf seiner höchsten Erhebung befindet sich eine Sinnesknospe. Im ganzen sind 3 Sinnesknospen in der Zeichnung vorhanden. Man erkennt deutlich den becherförmigen (*Leydig*'schen) Typus derselben.

Mit der Frage der Filterfortsätze steht nun die nach der Ektodern-Entodermgrenze in engstem Zusammenhang.

Der ektodermale Teil entstammt bekanntlich der Mundbucht, die sich in wechselnder, doch nie bedeutender Tiefe während der Ontogenese anlegt. Nach der allgemein herrschenden Auffassung fällt die Ektoderm-Entodermgrenze mit der Grenze des Stomadaeums gegen das Pharyngeum zusammen, so daß das Mundhöhlenepithel ektodermal, das Kiemendarmepithel dagegen entodermal wäre. Diese Anschauung vertritt auch *Haekel* in seiner systematischen Phylogenie. So lange in ihrer Tiefe die Rachenhaut erhalten bleibt, ist in dieser die zweifellose Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm gegeben. In späteren Stadien verwischen sich diese Grenzen jedoch immer mehr und mehr, und es ist schwer, wenn die Rachenhaut ganz verschwindet, die Grenze noch annähernd sicher zu bestimmen. Als Kriterien für die Ausdehnung des Ektoderms kommen dann nur noch Zahnbildungen und epitheliale Sinnesorgane in Betracht.

Ueber diese Verhältnisse bei den Selachiern berichtet *Fahrenholz* (1914/15). Er findet, daß die Ektoderm-Entodermgrenze im Vorderdarm der Selachier ein bedeutendes Stück weiter kaudal liegt als bisher angenommen

wurde. Mit großer Wahrscheinlichkeit verschiebt sich die Grenze hier soweit, daß sie mit dem Pylorus zusammenfällt.

In engem Zusammenhange mit der Frage der Homologie der Filterfortsätze an den Kiemenbogen der Salamanderlarven mit Zahnanlagen steht die, ob die Bildung der Filterfortsätze der Urodelen, und hier speziell von Proteus anguineus, vom Ektoderm oder Entoderm ausgeht.

Greil (1905, 06, 07) berichtet in seinen Arbeiten über fossile Amphibien, daß hier das Ektoderm, sowohl im Bereich der Kiemenhöhle selbst, wie an den Kiemenspalten, in erheblicher Ausdehnung auf das entodermale Gebiet übergreift. Da nun die becherförmigen Sinnesorgane (Sinnesknospen) sowie die Zahnanlagen ektodermalen Ursprungs ganz bezw. z. T. sind, so erscheint die Verteilung der Sinnesknospen in der Mundschleimhaut geeignet, die Anwesenheit des Ektoderms im Bereiche ihres Vorkommens zu beweisen. Somit ergibt sich auch für mich die Forderung, hier bei Proteus anguineus die Entwicklung und Verteilung der Sinnesknospen festzustellen.

Nach genauer Aufsuchung und Einzeichnung der Sinnesknospen, sowie deren Registrierung, und zwar jeder einzelnen, fand ich ein bedeutendes Ueberwiegen der Zahl der Sinnesknospen im Munddachschleimhautgebiete. Ich zählte im Munddache 290 und im Mundboden 222 Sinnesknospen. Da diese Auszählung aber immer nur den halben Mundboden und das halbe Munddach betraf, so sind die doppelten Zahlen anzusetzen, also für den Mundboden eine Anzahl von 444 und für das Munddach von 580 Sinnesknospen. Auch bezüglich der Anordnung derselben ergeben sich ganz interessante Feststellungen, indem sich nämlich eine ausgesprochen reihenförmige Anordnung zeigt (siehe Zeichnung). Natürlich ist darunter nicht etwa ein Auftreten in schnurgerader Linie zu verstehen, sondern es läßt sich nur aus den großen, fischzugförmig angeordneten,

häufig auch verworfenen Reihen eine durchgehende Linie erkennen. Immerhin fällt doch bestimmt diese Anordnung der Sinnesknospen in Reihen auf. Man kann hier wohl behaupten, daß die in der reihenförmigen Anordnung der Sinnesknospen ausgesprochene Linienführung durchaus der Wasserströmungsrichtung entspricht.

Die spezielle Verteilung der Sinnesknospen ist nun die folgende:

I. Im Mundboden: Hier finden sich die oralsten Sinnesknospen in ganz regelmäßigen Abständen, direkt schnurartig verlaufend entlang dem innersten Rande des Zahnbogens. Doch ist die Anzahl derselben nicht sehr groß. Dann finden sich erst wieder Sinnesknospen auf dem Zungenrücken, ausgesprochen zweireihig angeordnet (eine mediale und eine laterale Reihe) und in dem Graben, der durch die Seitenabhänge der Zunge und den lateral ansteigenden Unterkieferabschnitt gebildet wird.

Diesem am nächsten finden sich Sinnesknospen wieder am vorderen Rande der Hyobranchialspalte, (also hinterständig am Hyoidbogen), dann wieder spärlicher werdend, um dann wieder stärker zuzunehmen an Zahl. – (Da dieselben unter das überhängende Gewebe zu liegen kommen, und dadurch so an und für sich von oben aus nicht zu sehen sind, habe ich sie als dünne Kreise angegeben – in der Strichelung der Handpartien von Zeichnung Nr. 1). – Die Kiemenbögen sind nach den Kiemenspalten zu dicht mit Sinnesknospen besetzt, die reihenförmig an den Rändern entlang stehen. In den medialen Abschnitten des Mundbodens. zwischen den Branchialbögen, sind die Sinnesknospen wieder in zwei Reihen angeordnet und zwar einer medialen und einer lateralen, die nach vorne zu konfluieren.

Nach dem Oesophagusgebiete zu verlieren sich die Sinnesknospen dann ganz.

II. Im Munddache: Hier findet sich, entsprechend den Verhältnissen im Mundboden, im Zahngebiete eine ausgesprochen reihenförmige Anordnung der Sinnesknospen parallel dem Verlaufe des Zahnbogens und

demselben innen dicht anliegend. Nur besteht, im Vergleiche zum Mundboden, ein Unterschied insofern, als hier zwei Zahnbögen, ein vorderer und ein hinterer, vorhanden sind. Dem entsprechend gibt es auch hier zwei Reihen von Sinnesknospen. Ein weiterer Unterschied gegenüber dem Mundboden besteht darin, daß die dem zweiten Zahnbogen parallel verlaufende Reihe nur in ihrem Vorderteile einfach ist und sich nach hinten zu etwa verdoppelt und dann verdreifacht.

Die Verteilung der Sinnesknospen im mittleren Gebiete ist spärlicher und bietet nur wenig Charakteristisches. Anders wird das Bild dann gleich in der hinteren Hälfte des Munddaches. Hier finden sich die Sinnesknospen wieder sehr zahlreich. Trotz des dadurch entstehenden, etwas verwirrenden Bildes, läßt sich doch an den verschiedenen Stellen, mehr oder minder deutlich, eine Längsanordnung in fünf Reihen erkennen.

Ebenso wie beim Mundboden verlieren sich die Sinnesknospen nach dem Oesophagus zu. Die „reihenförmige Anordnung" entspricht auch wieder durchaus den Stromlinien des beim Durchtreiben des Atemwassers erzeugten Wasserstromes.

Gewiss werden individuelle Verschiedenheiten auch bei Proteus anguineus vorkommen, doch dürfte der Eindruck des Gesamtbildes der Verteilung der Sinnesknospen in Beziehung zur Wasserbewegung durch Untersuchung weiterer Tiere kaum geändert werden.

Zum Vergleiche meines Befundes bei Proteus anguineus möchte ich an dieser Stelle noch kurz auf die entsprechenden Verhältnisse der Verteilung der Sinnesknospen in der Mundschleimhaut bei Desmognathus, Spelerpes und bei Haien eingehen. – (In diesen Angaben halte ich mich an die Arbeiten von *Benter* (1926), *Spohr* (1926) und *Fahrenholz* (1914/15). – Gleichzeitig läßt sich bei diesem kurzen Vergleich die Ektoderm-Entodermfrage für Proteus anguineus erörtern.

Bei Spelerpes bilineatus finden sich bedeutend weniger Sinnesknospen als bei Proteus anguineus; auch sind dieselben hier viel unregelmässiger in der Mund-

schleimhaut verstreut. Eine schwach reihenförmige Anordnung ist nur in der Kiemenbogenregion mehr oder minder deutlich festzustellen. Nach dem Oesophagus zu verlieren sich dieselben schnell ganz.

Bei Desmognathus finden sich ähnliche Verhältnisse, nur ist die Zahl der Sinnesknospen bedeutend erhöht.

Bei den Selachiern finden sich zahlreiche Sinnesknospen die bis tief in die Oesophagusregion hineinreichen.

Da die Sinnesknospen ektodermalen Ursprungs sind, so berechtigen uns diese Befunde wohl anzunehmen, daß die Ektoderm-Entodermgrenze der ösophagealen Grenze der Verbreitung der Sinnesknospen entsprechen muß. So findet sich diese Grenze bei Desmognatus und Spelerpes ziemlich weit oral, und die der Haie sehr weit nach kaudal gelagert. (*Fahrenholz* nimmt als Ektoderm-Entodermgrenze hier den Pylorus an). Danach würde Proteus anguineus sich in diesen Verhältnissen den bisher untersuchten Salamandridenlarven anschliessen.

Am Ende meiner Arbeit möchte ich noch meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. med. Franz Stadtmüller, meinen wärmsten Dank aussprechen für seine grosse Mühewaltung. Ebenso möchte ich an dieser Stelle auch dem Direktor des Göttinger Anatomischen Institutes Herrn Professor Dr. med. Fuchs, ebenfalls meinem langjährigen Lehrer, meinen besten Dank sagen für die freundliche Ueberlassung eines Arbeitsplatzes im Institut.

Literatur.

1926. *Benfer, Ada:* Die „Filterfalte" und die Verteilung der „Sinnesknospen" in der Mundhöhlenschleimhaut bei Desmognathus fuscus, beurteilt nach einem Wachsplattenmodell. Diss. med. Fac. Göttingen.

1852. *Bergmann und Leuckart:* Anatomisch physiologische Uebersicht des Tierreiches. Stuttgart.

1911. *Boas, J. E. V.:* Lehrbuch der Zoologie. 6. Aufl. G. Fischer, Jena.

1924. *Bütschli, O.:* Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Berlin, Verlag v. Jul. Springer.

1881. *Credner, H.:* Die Stegocephalen aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. I. – II. Bd. Zeitschr. d. Dt. Geolog. Gesellschaft.

1828. *Cuvier et Valencienes:* Histoire naturelle des Poissons. Bd. I. p. 354. Paris.

1914/15. *Fahrenholz, Curt.* Abdruck aus: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 53. Bd. hrsg. v. der Med. Naturw. Ges. in Jena.

1901. *Gegenbaur, C.:* Vergleichende Anatomie des Wirbeltiere. Bd. II.

1905. *Greil, A.:* Ueber die Genese der Mundhöhlenschleimhaut der Urodelen. Anat. Anz. Erg. Heft zu Bd. 27. Vhdl. d. Med. Ges. 19. Vers. in. Genf.

1906. – Ueber die Homologie der Anammierkiemen. Anat. Anz. Bd. 28.

1858. *Haeckel u. Kner:* Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie.

1885. *Holl, M.:* Ueber das Epithel in der Mundhöhle des Salamandra maculta. Sitz. Ber. Wien. Akad. 3. Abtl. Bd. 92. Juli.

1909. *Johnston, J. B.*: The limit between Ektoderm and Entoderm in the mouth and the origin oft the taste buds.
Anat. Record. Vol. 3 u. 4 p. 261/62.
(nicht zugänglich).

1910. – The limit between Ektoderm and Entoderm in the mouth and the origin of the taste buds. I. Amphibiens.
American Do. Anat. Vol. 10. U. I. p. 41 – 67.

1907. *Landacre, F. L.* On the place of origin and method of distribution of taste buds in Ameiurus melas.
Journ. comp. Neurol. and Psychol. XVII. p.1 – 66.
(nicht zugänglich).

1853. *Leydig, F.*: Lehrbuch der Histologie.

1880. *Merkel, Fr.*: Ueber die Endigungen er sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock.

1894. *Röse, C.*: Ueber die Zahnentwicklung der Fische.
Anat. Anz. 9.

1921. *Schimkewitsch*: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

1924. *Stadtmüller, Franz*: Ueber Entwicklung und Bau der papillenförmigen Erhebungen (Filterfortsätze) auf den Hyobranchialbogen der Salamandridenlarven.
Ztschr. f. Morph. und Anthrop. 24. Gedächtnisband Wiedersheim.

1925 – Filterfortsätze und Sinnesknospen an dem Hyobranchialapparat einiger Urodolen (Necturus, Spelerpes, Desmognathus)
Gegenbaurs Morph. Jahrb. 55. Bd. Heft 3.

1926. *Spohr, L.*: Die Filterfalten und die Verbreitung der Sinnesknospen in der Mundhöhlenschleimhaut bei Spelerpes bilineatus, beurteilt nach einem Wachsplattenomdell.
Diss. med. dent. Göttingen.

1877. *Wiederheim, R.*: Das Kopfskelett der Urodelen.
Morph. Jahrb. Bd. III.

1909. – Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.
7. Aufl. Jena

1890. – Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Urodelen.
Arch. füv mikr. Pnat. Bd. 35.

1903. *Zander, E.*: Studien über das Kiemenfilter bei Süßwasserfischen.
Ztschr. für wiss. Zool. 75.

1906. – Das Kiemenfilter der Teleostier, eine morphologisch-physiologische Studie.
Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 84.

Weitere Literaturangaben finden sich bei *Stadtmüller* (1924/25), und in den Dissertationen von *Ada Benter* (1926) und von *Louise Spohr* (1926). Göttingen. Diss. med. 1926.

Lebenslauf.

Am 29. April 1905 wurde ich in Mettmann bei Düsseldorf als Sohn des Rektors Richard Brendecke und der Ehefrau Else Brendecke, geb. Reineke, geboren. In Mettmann besuchte ich 6 Jahre lang die dortige Realschule und darauf 3 Jahre lang die Düsseldorfer Lessingoberrealschule, wo ich Ostern 1923 mein Abiturientenexamen ablegte. Seit dieser Zeit habe ich bis zum heutigen Tage alle meine Semester in Göttingen verbracht, wo ich am 26. Nov. 1926, nach vollständig bestandenen zahnärztlichen Staatsexamen promovierte.